Vestnik zoologii, **43**(5): 441–447, 2009

УДК 575.324:504.45(597.551.2)

ПОШИРЕННЯ ТА БІОТОПІЧНИЙ РОЗПОДІЛ ГІЛЛЯСТОВУСИХ РАКОПОДІБНИХ (CRUSTACEA, CLADOCERA) У ВОДОЙМАХ МАСИВУ ЧОРНОГОРА (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

Т. І. Микітчак, О. С. Решетило

Інститут екології Карпат НАН України,
вул. Козельницька, 4, Львів, 79026 Україна
E-mail: tarasmykit@yahoo.com

Прийнято 20 березня 2009

Distribution and Spatial Dissemination of Crustacean Plankton (Crustacea, Cladocera) in Water Bodies of Chornohora Massif (Ukrainian Carpathians). Mykitchak T. I., Reshetylo O. S. — Twelve species of Cladocera were found in water bodies of the Chornohora. *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785) is the most widespread and numerous species on the investigated territory. Five basic complexes of Cladocera were distinguished according to the data of biotopic distribution in the Chornohora. They are as follow: phytophilic, littoral, pelagic, astatic, swamp. The specific feature of fauna of Cladocera of the Chornohora Massif is the presence of ice age relict species *Daphnia obtusa* Kurz, 1874. Biotopic heterogeneity favored by the size of water bodies has positive influence on increasing of species diversity in hydrocoenoses.

Key words: Cladocera, Carpathian Mountains, vertical and horizontal species distribution.

Распространение и биотопическое распределение ветвистоусых ракообразных (Crustacea, Cladocera) в водоёмах массива Черногоры (Украинские Карпаты). Мыкитчак Т. И., Решетило О. С. — В водоемах Черногоры нами отмечено 12 видов Cladocera. Наиболее распространенным и массовым видом исследованной территории является *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785). По данным биотопического распределения выделено 5 основных комплексов Cladocera Черногоры: фитофильный, литоральный, пелагический, астатический, болотный. Специфичностью фауны ветвистоусых ракообразных Черногорского массива является присутствие реликта ледникового периода *Daphnia obtusa* Kurz, 1874. Биотопическая гетерогенность, которой способствуют размеры водоемов, позитивно влияет на увеличение видового разнообразия гидроценозов.

Ключевые слова: Cladocera, Карпаты, вертикальное и горизонтальное распределение видов.

Вступ

Характеристика просторового розподілу видів є надзвичайно важливою як під час дослідження біотичних й екологічних особливостей, так і під час вивчення їхньої ролі у біогеоценозах. За принципами просторового розподілу побудовано ряд загальних екологічних класифікацій водних організмів. Проте під час дослідження гідрофауни певного району чи окремих водойм детальним вивченням просторового розподілу водних тварин часто нехтують або зводять його лише до формування фауністичних списків. Саме тому, виходячи з браку таких даних, ми зосередили свою увагу на детальному вивченні поширення й просторового розподілу гіллястовусих ракоподібних.

Досліджуваний масив Чорногори було обрано не випадково, адже внаслідок значної гетерогенності ландшафту, високої вологості, значної кількості опадів тут сформувалися різноманітні планктоценози, серед яких особливе місце займають льодовикові водойми, унікальні приклади субальпійських й альпійських гідроекосистем України.

Матеріал і методи

Матеріал відібрано й опрацьовано загальноприйнятими гідроекологічними методами (Методические..., 1984; Мануйлова, 1964) протягом 2002–2007 рр. на території Чорногірського масиву. Досліджено популяції гіллястовусих (Cladocera) у різних типах водойм. Всього відібрано 235 гідро-

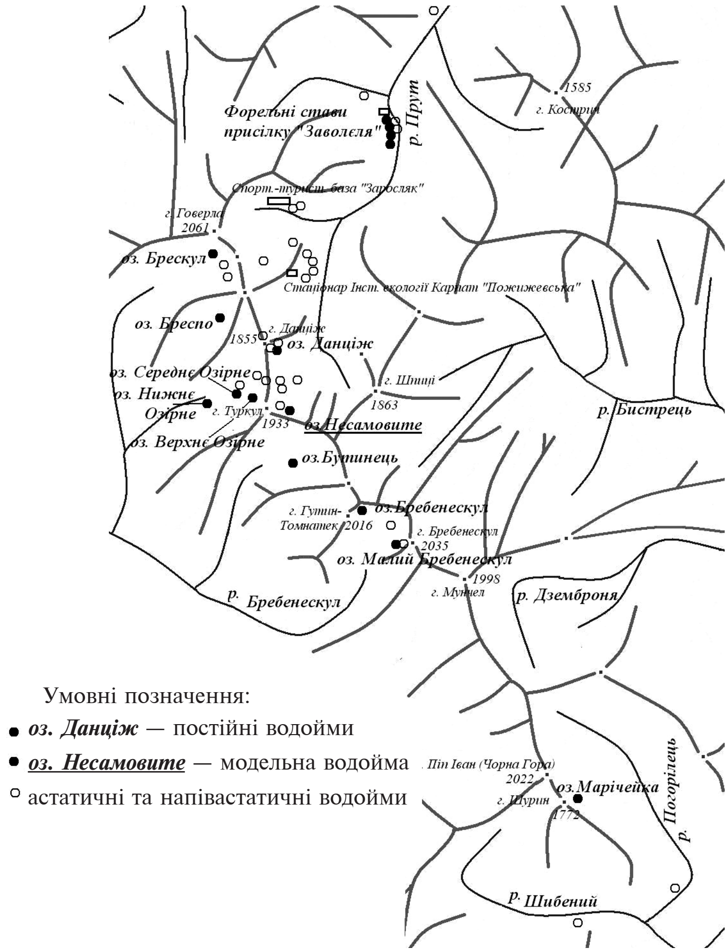


Рис. 1. Досліджені водойми Чорногірського масиву.

Fig. 1. The investigated water bodies of Chornohora massif.

біологічних проб (рис. 1, табл. 1). Оз. Несамовите обрано модельною водоймою для дослідження горизонтального розподілу планктону. Воно розташоване у льодовиковому карі г. Туркул на висоті 1750 м, його площа 0,3 га, максимальна глибина сягає 2 м, озеро є найбільш біотопічно гетерогенним з усіх чорногірських водойм. За класифікацією біотопів EUNIS (Davies et al., 2004) досліджені водойми належать до таких біотопів: постійні оліготрофні озера, ставки, калюжі (C1.1), угруповання зі сфагновими мохами оліготрофних водойм (C1.15); постійні дистрофні озера, ставки, калюжі (C1.4), болотні вікна (C1.461), невеликі болотні калюжі (C1.462); тимчасові озера, ставки та калюжі (C1.6), вапняково бідні оліготрофні тимчасові водойми (C1.61), дистрофні тимчасові водойми (C1.64).

Під час дослідження горизонтального розподілу ракоподібних в окремих водоймах обчислювали такі показники: q_{ij} — ступінь участі j-го біотопу в розміщенні i-ї групи; F_{ij} — ступінь відносної біотопічної пристосованості (значення — $1 < F_{ij} < 0$ вказують на негативну, а $0 < F_{ij} < 1$ — на позитивну приуроченість); χ^2 — коефіцієнт Пірсона, який при $\chi^2 > \chi^2_{табл.}$ вказує на достовірність нерівномірного розподілу даних (Песенко, 1982).

Результати й обговорення

Загалом у водоймах Чорногори було виявлено 12 видів гіллястовусих ракоподібних (табл. 1). Найбільш поширеним і масовим видом на дослідженій території є *Chydorus sphaericus* (Müller, 1785), частота трапляння у пробах — 70%. У Чорногорі цей вид виявлений у різноманітних водних оселищах. Найчисленнішим він є в астатичних водоймах та літоралі озер з амфібіонтною рослинністю чи нитчастими водоростями: 84,2 тис. ос./м^3 — оз. Несамовите, 148,9 — калюжа в

Таблиця 1. Частота трапляння (% проб) гіллястовусих ракоподібних (Cladocera) у водоймах Чорногори (2002–2007 рр.)

Table 1. Occurrence frequency (% of samples) of Cladocera in Chornohora water bodies (2002–2007)

Таксон	Біотоп								
	1	2	3	4	5	6	7	8	В усіх водоймах
Daphnia obtusa	27	0	0	0	11	0	8	40	9
D. longispina	0	0	0	0	6	54	15	0	24
Ceriodaphnia quadrangula	2	0	20	14	14	2	46	0	8
Moina rectirostris	0	0	0	0	0	0	0	20	>1
Streblocerus serricaudatus	0	0	0	0	0	0	39	0	2
Acroperus harpae	2	0	0	0	3	8	0	0	4
Peracantha truncata	0	0	0	0	6	27	39	0	14
Chydorus sphaericus	56	30	40	71	86	74	100	40	70
Pleroxus aduncus	0	0	0	0	0	1	0	0	>1
Alona affinis	0	0	0	0	6	30	39	0	16
A. quadrangularis	0	0	0	0	9	30	54	0	17
Alonella excisa	9	0	0	0	23	31	85	0	24
Всього проб*	45	10	5	16	35	106	13	5	235

Примітка. 1 — астатичні водойми (С1.462, С1.61б, С1.64 — за класифікацією біотопів EUNIS); 2 — слабопротічні водойми, утворені в руслах струмків (С1.64); 3 — джерела (С1.64); 4 — стави (С1.4); 5 — озерця (С1.6); 6 — озера (С1.1, С1.4); 7 — болотні озерця й вікна (С. 461); 8 — стариці (С1.6).

* Враховували всі проби, де були присутні особини гіллястовусих та веслоногих ракоподібних, щоб мати можливість порівняти частоту трапляння для цих двох груп.

сідловині гір Пожижевська й Данціж, до 342,0 — калюжі на схилах г. Бребенескул, 348,9 — оз. Нижнє Озірне, 403,5 — оз. Бутинець. В озерах віддає перевагу ділянкам літоралі з мулистим дном і заростями осоки (рис. 2).

Daphnia longispina (Müller, 1785), частота трапляння — 24%, у Чорногорі є постійним компонентом пелагіалі льодовикових озер й озерець (рис. 2), де сягає чисельності до 5,8 тис. ос./м^3 — оз. Бребенескул, до 10,1 — оз. Несамовите.

D. obtusa Kurz, 1874 заселяє лише астатичні водойми, або невеликі мілководні озерця Чорногори, де сягає значної чисельності: 28,7 тис. ос./м^3 — оз. Бутинець; 44,4 — калюжа в сідловині гір Пожижевська й Данціж; 74,5 — калюжа на схилах г. Туркул, 90,1 — стариця в урочищі Бабина Яма; 154,8 — калюжі на схилах г. Бребенескул. Інший вид дафніїд *Ceriodaphnia quadrangula* (Müller, 1785) у Чорногорі спорадично трапляється у форельних ставах (до 0,1 тис. ос./м^3) і досягає значної чисельності в істотно заболочених озерцях та болотних вікнах: 6,9 — болотне вікно на схилах г. Брескул, 152,0 — озерця урочища Ґаджина. У гідроценозах Чорногори дафнііди заселяють лише специфічні для кожного виду типи водойм і не трапляються разом в одній водоймі. Такий розподіл, очевидно, може свідчити про пристосування до уникнення конкуренції між ними, оскільки ці види є тонкими фільтраторами і займають специфічну екологічну нішу.

Вид *Moina rectirostris* Leydig, 1860 відзначений нами лише зі стариць, що залишились після осушування оз. Шибене. Це єдине відоме оселище виду в Чорногорі й в Українських Карпатах загалом.

Streblocerus serricaudatus (Fisher, 1849) є компонентом болотних озерець і вікон на західних схилах гір Брескул–Данціж. Максимальна чисельність — 7,7 тис. ос./м^3.

Alonella excisa (Fischer, 1854) заселяє у Чорногорі літоральну смугу озер й озерець, болотні й, подекуди, астатичні водойми. Частота трапляння у пробах — 24%. Максимальна чисельність — 7,6 тис. ос./м^3 — калюжа на схилах г. Туркул, 36,5 — оз. Несамовите. В оз. Несамовите віддає перевагу ділянкам з кам'янисто-мулистим дном і рідкими заростями осоки (рис. 2).

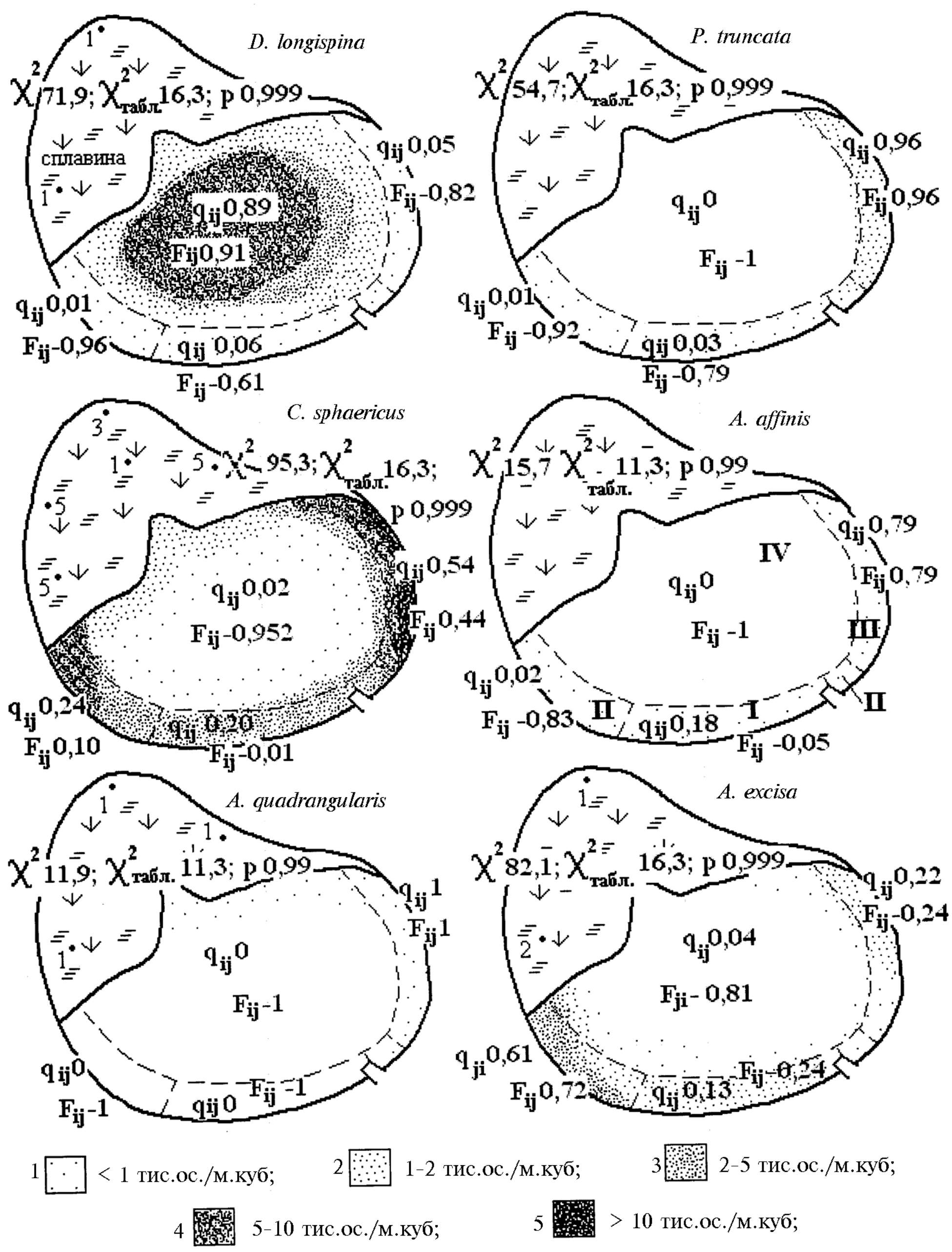


Рис. 2. Зональний розподіл Cladocera (усереднені дані за 2002—2003 рр.) в акваторії оз. Несамовите: I — літораль з кам'янистим дном; II — літораль з кам'янисто-мулистим дном і формаціями осоки; III — літораль з мулистим дном і формаціями осоки; IV — пелагіаль.

Fig. 2. Zonal distribution of Cladocera (averaged data of 2002—2003 years) in water area of Nesamovyte Lake: I — littoral with stony bottom; II — littoral with stony and muddy bottom and sedge formations; III — littoral with muddy bottom and sedge formations; IV — pelagic zone.

Два види роду *Alona* (*A. quadrangularis* (Müller, 1785) й *A. affinis* Leydig, 1860) — типові мешканці придонного шару чорногірських озер та заболочених озерець. В оз. Несамовите спостерігається розмежування цих двох видів у різних ділянках акваторії: *A. affinis* заселяє літоралі з кам'янисто-мулистим дном і рідкими заростями осоки, *A. quadrangularis* — літораль з мулистим дном і суцільними заростями

осоки (рис. 2). Максимальна чисельність для *A. quadrangularis* — 2,3 тис. ос./м^3, для *A. affinis* — 3,8 (оз. Несамовите).

Максимальна чисельність *Peracantha truncata* (Müller, 1785) сягає 10,2 тис. ос./м^3 — оз. Несамовите, 21,2 — оз. Н. Озірне. В оз. Несамовите цей вид віддає перевагу ділянкам літоралі з мулистим дном і заростями осоки (рис. 2). *Acroperus harpae* Baird, 1837 у Чорногорі виявлений лише у трьох водоймах кару г. Бребенескул. Максимальна чисельність: 3,7 тис. ос./м^3 — оз. Бребенескул, 6,6 — оз. Малий Бребенескул. В оз. Бребенескул трапляється у літоралі ($q_{ij} = 1$, $F_{ij} = 1$ при $\chi^2 = 112{,}2$, $\chi^2_{\text{табл.}} = 10{,}8$ $p = 0{,}999$). *Pleuroxus aduncus* (Jurine, 1820) відзначений лише з оз. Брескул (максимальна чисельність — 1,7 тис. ос./м^3).

В озерах Чорногори виявлено нерівномірний вертикальний розподіл ракоподібних: великорозмірні дафнії переважають на глибинах 1,5–3 м, тоді як ракоподібні інших груп, наприклад, копепод, концентруються ближче до поверхні. Виявлено слабку негативну кореляцію між розподілом *D. longispina* й діаптомусами ($r = -0{,}406$, $p = 0{,}741$). У літературі основними чинниками, що впливають на вертикальний розподіл цих ракоподібних, вказуються прес хижаків і вплив ультрафіолетового випромінювання (Winder, 2002). Проте ці чинники навряд чи є вагомими для планктону водойм Чорногори, оскільки в досліджених водоймах відсутні риби, а їхні глибини не перевищують 3,2 м, відповідно, така водна товща не є істотною перепоною для проникнення ультрафіолету. Більш ймовірним чинником впливу на вертикальний розподіл дафній є їхні трофічні й топічні взаємовідносини з копеподами.

Встановлено також нерівномірний розподіл вікових стадій *D. longispina* на різних глибинах: дорослі особини вдень тримаються в товщі води глибше 1 м, тоді як ювенільні переважають у поверхневих шарах і в літоралі. Такий розподіл вікових стадій дозволяє виду раціональніше використовувати трофічні й топічні ресурси за умови їх дефіциту в гірських водоймах. Уночі дорослі особини мігрують у верхні шари водної товщі. Загалом для *D. longispina* в оз. Несамовите відзначено вдень такий розподіл: 1,5–3 м — 10,1 тис. ос./м^3 проти 3,3 біля поверхні. Аналогічну ситуацію спостерігали в оз. Бребенескул і в оз. Журавлине, яке розташоване у Сколівських Бескидах (Микітчак, 2004).

На зональний розподіл гіллястовусих у водоймах Чорногори впливають в основному їхня слабка здатність до плавання й спеціалізація ротового апарату. За цими характеристиками кладоцери у водоймах формують донні, пелагічні чи фітофільні комплекси видів. Види хідорід (із наведених нами — *C. sphaericus*, *A. excisa*, *A. quadrangularis*, *A. affinis*, *P. truncata*, *A. harpae*) мають здатність до фільтрації із захопленням харчових часток з дна чи з поверхні рослин (Мануйлова, 1964). Завдяки такій особливості харчування й поганій здатності до плавання хідориди у Чорногорі трапляються переважно в літоралі і в заростях макрофітів, зокрема, заростях осок. Амфібіонтні рослини гасять коливання води, що сприяє їх заселенню формами, які не пристосовані до активного плавання. Ротовий апарат більшості дафній забезпечує безперервну фільтрацію лише у чистій воді, де концентрація завислих часток і мутність є незначною (Мануйлова, 1964), що сприяє заселенню *D. longispina* пелагіалі водойм Чорногори.

Найменш заселені кладоцерами ділянки літоралі з сильним вітровим коливанням води (кам'янисті береги) та ділянки, на яких посилюється течія. Так, у тій частині оз. Данціж, звідки випливає потік, живі особини планктонних раків узагалі відсутні. Це ж стосується протічних водойм у руслах потоків та струмків. Під криговим покривом (жовтневі й квітневі відбори проб із оз. Несамовите) топічний розподіл гіллястовусих рівномірний.

Найбільша здатність до розселення з відзначених кладоцер притаманна *C. sphaericus*. Його особин ми часто знаходили в мікроводоймах, які слугують для

Таблиця 2. Висотний розподіл видів Cladocera у водоймах масиву Чорногора
Table 2. Altitude distribution of Cladocera in water bodies of Chornohora massif

Таксон	Висота над рівнем моря, м								
	до 1000	1000–1300	1300–1400	1400–500	1500–1600	1600–1700	1700–1800	1800–900	Вище 1900
D. (D.) obtusa	▬▬	- - -	····	▬▬		▬▬	▬▬	▬▬	▬▬
Daphnia (D.) longispina				- - -	- - -	- - -	▬▬	——	
Ceriodaphnia quadrangulara	····					▬▬	——	····	
Moina rectirostris	····								
Streblocerus serricaudatus					——	····	- - -		
Acroperus harpae							····	- - -	
Peracantha truncata				····	▬▬	- - -	- - -		
Chydorus sphaericus	——		····	▬▬	▬▬	▬▬	▬▬	▬▬	▬▬
Pleuroxus aduncus							- - -		
Alona affinis					····	- - -	- - -	- - -	
Alona quadrangularis					····	- - -	- - -	····	
Alonella excisa				····	- - -	- - -	▬▬	——	
Всього видів	4	1	2	5	7	9	11	8	2

Примітка. Максимальна чисельність — ········ < 1 тис. екз./м^3; ▬ ▬ ▬ ▬ 1–5 тис. екз./м^3; ▬▬▬ 5–10 тис. екз. /м^3; ——— 10 тис. екз. /м^3.

цього виду тимчасовими оселищами. Інші види кладоцер у мікроводоймах Чорногори не траплялися.

За траплянням видів кладоцер у різних типах водойм і за даними біотопічного розподілу в їхніх акваторіях нами виділено 5 основних топічних комплексів гіллястовусих раків Чорногори. Зокрема, у біотопах озер та озерець виділяємо три комплекси: фітофільний — види, які домінують у біотопах із заростями макрофітів і водоростей (*P. truncata*, *C. sphaericus*, види роду *Alona*), літоральний — види, які віддають перевагу літоральним біотопам, без певної приуроченості до заростів макрофітів (*A. harpae*, *A. excisa*, часто в цьому комплексі трапляються й види-фітофіли), пелагічний — види, які постійно концентруються в пелагіалі, якщо вона чітко виражена як окремий біотоп (*D. longispina*). Болотні озерця та болотні вікна заселяє болотний комплекс видів (*C. quadrangula*, *S. serricaudatus*, *P. truncata*, *A. affinis*, *A. quadrangularis*, *A. excisa*). Калюжі та інші мілководні водойми (астатичний комплекс) заселяють *D. obtusa*, *C. sphaericus*.

При встановленні кореляції між чисельністю різних видів відзначено, що кореляція є найбільш тісною, позитивною і достовірною для видів фітофільного комплексу (*C. sphaericus* і *P. truncata*: $r = 0{,}692$ при $p = 0{,}999$; *P. truncata* й *A. quadrangularis*: $r = 0{,}966$ при $p = 0{,}999$; *P. truncata* й *A. affinis*: $r = 0{,}730$ при $p = 0{,}9$), що вказує на подібний екологічний спектр видів цього топічного комплексу.

На дослідженій території також відзначено нерівномірний висотний розподіл планктонних ракоподібних (табл. 2). На висотах 1700–1800 м відзначено максимальну кількість видів гіллястовусих ракоподібних — 11. Для Чорногори характерним є зростання видової різноманітності від низинних до високогірних водойм ($r = 0{,}528$ при $p = 0{,}99$) за рахунок наявності багатьох біотопів серед льодовикових форм рельєфу в субальпійському та альпійському поясах. Видова різноманітність зоопланктоценозів Чорногори зростає також в залежності від збільшення площі ($r = 0{,}380$ при $p = 0{,}99$) та глибини водойми ($r = 0{,}599$ при $p = 0{,}999$). Біотопічна гетерогенність також позитивно впливає на збільшення видової різноманітності ($r = 0{,}681$ при $p = 0{,}99$). Оскільки урізноманітнення біотопів підпорядковується збільшенню глибини й площі водойм, то ми вважаємо, що основним чинником збільшення видової різноманітності є біотопічна гетерогенність.

Специфічністю фауни гіллястовусих ракоподібних цієї території є наявність релікта льодовикового періоду *D. obtusa* (Мануйлова, 1964), поширення якого в Українських Карпатах обмежується лише певними гірськими масивами (Микітчак, 2004).

Висновки

1. У водоймах Чорногори виявлено 12 видів гіллястовусих ракоподібних. Найбільш поширеним і масовим видом на дослідженій території є *C. sphaericus*, частота трапляння особин виду у пробах — 70%.

2. За частотою трапляння видів кладоцер у різних типах водойм і за даними їхнього біотопічного розподілу в акваторіях виділяємо п'ять основних топічних комплексів гіллястовусих раків Чорногори, а саме: фітофільний, літоральний, пелагічний, болотний, мілководний.

3. Відзначено нерівномірний висотний розподіл видів гіллястовусих ракоподібних, максимальна кількість з яких (11 видів) трапляється на висотах 1700–1800 м.

4. Виділено дві групи найважливіших факторів, які визначають просторовий розподіл й поширення гіллястовусих ракоподібних у водоймах масиву Чорногора: біотичні — конкурентні взаємовідносини, здатність до активного пересування, трофічна спеціалізація, здатність заселяти мікроводойми й утворювати в них репродуктивні генерації, наявність заростей водних чи напівводних рослин; й абіотичні — вітрове перемішування, проточність, тривалість кригостану, глибина водойм.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. — М. ; Л. : Наука, 1964. — 328 с.

Микітчак Т. І. Морфологічна, розмірно-вікова та вагова характеристики популяції Daphnia (Daphnia) longispina O. F. Müller оз. Журавлине (Сколівські Бескиди) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. — 2004. — Вип. 37. — С. 149–158.

Методические рекомендации по сбору и обработке при гидробиологических исследованиях. Зоопланктон и его продукция. — Л. : ЗИН, 1984. — 35 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. — М. : Наука, 1982. — 286 с.

E Davies C., Moss D., O Hill M. EUNIS habitat classification revised 2004. — European environment agency, 2004. — 310 c.

Winder M. Zooplankton ecology in high-mountain lakes. Abstr. of dissert. subm. to the Swiss Fed. Inst. of Technology for the degree of Dr. sc. nat. — Zürich, 2002. — 7 p.